

(*) CANAIS SECRETORES DO MARUPÁ

F. R. MILANEZ

Chefe da S. B. G.

I. — INTRODUÇÃO

Não obstante ter sido publicado em 1867 o trabalho de TRÉCUL (18) sobre os canais resiníferos, muito pouco têm progredido nossos conhecimentos sobre as secreções dos vegetais.

Em contraste chocante com o que sucedeu na zoologia, ainda não estamos, na maioria dos casos, em condições de dizer, sequer, que vantagem obtém a planta de determinada secreção. O motivo principal do desintereße do fisiólogo no citado fenômeno vegetal, ao contrário do que ocorre com o animal, é, pois, fácil de descobrir-se: ao passo que neste é evidente o sentido teleológico do fenômeno, naquele ainda se discute sua possível utilidade. Por isso mesmo, as secreções melhor conhecidas nas plantas são aquelas cuja finalidade é bem compreendida, — o nectar, que alimenta e possivelmente atrai os insetos, e os sucos digestivos que permitem modalidade especial de nutrição a certos vegetais chamados carnívoros.

O presente estudo, exclusivamente morfológico, trata em separado dos canais das estruturas primária e secundária, considerando sobretudo o local exato e o processo de formação no caule de *Simaruba amara* Aubl.

Material e Métodos de Estudo. — Todo material que serviu ao presente trabalho provém de um exemplar arboreo trazido da Amazonia e aclimatado no Jardim Botânico há cerca de 30 anos. Usaram-se ramos de diâmetros vários.

(*) Entregue para publicação a 12-1-46

O líquido de Benda (1) e a mistura F. A. A. (6) toram os fixadores empregados. A esta última se deu a composição seguinte:

Alcool a 50°	90 cm ³
Formol a 40%	7 cm ³
Ac. acético glacial	3 cm ³

Quase todo o material foi incluído em parafina; parte pequena foi impregnada de gelatina e cortada mediante refrigeração. Certa porção do material lenhoso, fixado em F. A. A., foi seccionado diretamente sem inclusão.

Experimentaram-se vários métodos de coloração. A hematoxilina férrica, em combinação com o verde rápido, ou com este e a fucsina básica, fenicada, foi o corante que melhores resultados proporcionou ao estudo do material jovem. Algumas lâminas foram coloridas com a hematoxilina de DELAFIELD, cujo mordente não dissolve os cristais de oxalato de cálcio, ao contrário do cloreto e do alume férricos.

Para o material lenhoso ensaiamos com absoluto sucesso um método novo que nos foi sugerido pela técnica aconselhada por WODEHOUSE (23) para grãos de pólen; esta consiste na coloração e montagem, simultaneamente, com a gelatina glicerizada de BRANDT, referida por BOLLES LEE (1), à qual se acrescentaram gotas de solução saturada de verde de metila em álcool a 50°. O método que imaginamos, especialmente para colorir as membranas lenhosas e a óleo-resina, é o seguinte: colorir os cortes de material cortado sem impregnação em parafina (fixado em F. A. A.) pelo Sudan IV em álcool a 70° (sol. saturada); lavar em álcool a 50° retirar o excesso de líquido com papel absorvente; montar na gelatina glicerizada aludida. O contraste obtido é ótimo, como se pode inferir da Est. XII, 1. Nesta dupla coloração somente as membranas lenhificadas e a óleo-resina se coram. Podemos transformá-la em coloração tríplice, intercalando o tratamento pela hematoxilina de DELAFIELD previamente filtrada, por cinco minutos.

Os resultados são inda mais brilhantes: as membranas lenhificadas coram-se de verde; as celulósicas, de azul-roxo; os núcleos, de roxo, e a óleoresina, de alanrajado.

II. — CANAIS SECRETORES DA ESTRUTURA PRIMÁRIA

Várias observações existem sobre os canais resiníferos das Simarubáceas, especialmente no que concerne a sua ocorrência e distribuição. As

principais acham-se resumidas no manual de SOLEREDER (17). Menção à parte merece a tese de JADIN (5), pelo grande número de dados que contém.

Do primeiro colhemos desde logo valiosa informação: "According to VAN TIEGHEN, resin-canals are absent in the root as well as in the entire embryo." Há que tratar, portanto, apenas do caule e das folhas.

Com exceção do gênero anônimo *Koerberlinia* (compreendendo a espécie única — *K. spinosa* Zucc.), que se caracteriza pela presença de canais resiníferos na casca, estes ocorrem somente na margem da medula (16) (17).

Aliás, nem todos os gêneros os possuem. Segundo JADIN (5), eles se encontram nos seguintes: *Simaruba*, *Simaba* (pro parte), *Oldyendea*, *Hannoa*, *Eurycoma*, *Brucea*, *Picrasma*, *Picroleuma*, *Ailanthus*, *Soulamea*, *Picrocardia*, *Amaroria*. Em *Klainedoxa*, *Irvingia* e *Picrodendron* há lacunas mucilaginosas, ao invés de canais resiníferos.

A propósito do pecíolo, os dados colhidos pelo mesmo pesquisador (pág. 219) permitem-nos concluir que o rastro foliar se compõe de três feixes que, fusionados, formam o cilindro vascular ôco, envolvendo certa porção de medula onde se observam um ou diversos pequenos feixes librolenhosos inclusos; não há tais feixes em *Picramnia* e *Altaradoa*. Com bastante frequência, os canais acompanham os feixes foliares. De acordo com VAN TIEGHEN (citado por SOLEREDER (17)): "in species possessing resin-canals in the peripheral portion of the pith of the branches, they are to be found in similar positions in the petiole, in the median vein of the pinnules, and occasionally even in the lateral veins".

Localização dos Canais. — Bem escassa é a bibliografia que conseguimos reunir sobre o assunto. MULLER (8) descreve os canais secretores das *Clusiaceae*, *Hypericaceae*, *Dipterocarpaceae* e *Ternstroemiaceae*, situando-os na medula. Seguem-se, cronologicamente, dois trabalhos de VAN TIEGHEN (19) (20) segundo os quais os referidos condutos estariam compreendidos dentro das saliências do parênquima do lenho, fazendo parte integrante do protoxilema. Em um estudo sobre as Dipterocarpaceas das Índias Holandesas, BURCK (2) trata da localização dos canais resiníferos primários e volta a considerá-los medulares, confirmando o parecer de MULLER.

Definiam-se, assim, os dois pontos de vista, entre os quais oscilaria a opinião dos autores que, posteriormente, tratassem do assunto: — o primeiro admitia que os canais secretores se originavam na medula, de suas cama-

das periféricas; o segundo afirmava que tais condutos surgiam no próprio lenho primário e, mais precisamente, pertenciam ao protoxilema. Antes do trabalho de BURK (2), já SOLEREDER (16), no seu ensaio sobre anatomia do lenho dos Dicotilédones, havia adotado, em parte, esse modo de ver de VAN TIEGHEM, dizendo cautelosamente (pág. 93): “em resumo, os canais secretores das Simarubáceas que, como os medulares de *S. amara*, também podem, às vezes, ser caracterizados no lenho primário, etc.”.

Em 1891, o próprio VAN TIEGHEM (21) se convertia às idéias de seus antagonistas, baseando-se exclusivamente no critério topográfico, o que vale dizer, abandonando por completo a noção de ontogênese. Parece-nos oportuno transcrever suas próprias palavras: “M’attachant aujourd’hui strictement à la définition posée au debut de ce travail pour la limite interne du faisceau libero-ligneux, admettant, comme il a été dit, que tout ce qui est en dedans du bord interne des vaisseaux les plus intérieurs quelle que soit la forme et la nature des cellules constitutives, revient à la moelle, j’ai été conduit nécessairement, comme on l’a vu, à renoncer à ma première opinion.”

Com a abjuração do próprio criador da doutrina, era de supor-se sua pronta extinção. Entretanto, por motivos ocasionais, na verdade injustificadamente, como veremos, autores modernos adotaram o primitivo ponto de vista de VAN TIEGHEM.

Assim, por exemplo, ENGLER (3), na monografia sobre *Simarubaceae*, escreve (pág. 360): “Das três famílias, *Rutaceae*, *Burseraceae* e *Simarubaceae*, tão próximas entre si, enquanto as duas primeiras se caracterizam por uma peculiaridade anatômica marcante, o mesmo não acontece à terceira. É verdade que VAN TIEGHEM observou em certo número de gêneros das Simarubáceas, no hadroma, um círculo perimedular de canais resiníferos, etc...” E óbvio, portanto, que ENGLER atribuiu ao lenho os canais secretores. Todavia, a causa dessa opinião ressalta ao exame da bibliografia, onde somente estão citados os dois primeiros trabalhos de VAN TIEGHEM; falta o terceiro, mais importante, por mais moderno.

Caso ainda mais estranho é o de WEBBER (22) que, em estudo anatômico recente do lenho das *Simarubaceae*, afirma: “Normal vertical gum ducts were reported by JADIN as characteristic of the primary wood of *Simaruba*, etc”. O que há de interessante nesta citação é que, justamente, JADIN (5) é um dos que se manifestaram decididamente a favor da natureza me-

dular dos canais resiníferos. Se, na maioria das vèzes, usou o qualificativo, “perimedular”, em outras empregou a palavra “medular” ou a expressão “na medula”. Em certo trecho da sua tese, descrevendo os caracteres anatômicos do caule de *Picrasma*, assecura (pág. 270) : “Canaux sécréteurs médulaires entourés de bonne heure d’un tissu lignifié; il s’ensuit que les canaux sécréteurs semblent situés dans le bois. Cependant si on étudie la tige jeune, on voit que les canaux sécréteurs sont nettement situés dans la moelle.” Não padece dúvida, portanto, seu ponto de vista pessoal. Houve, certamente, da parte de WEBBER, confusão com o trabalho de VAN TIEGHEN, (20) também referido na mesma bibliografia...

Percebe-se, em suma, à vista do curto resumo bibliográfico apresentado, que a terceira memória de VAN TIEGHEN, de uma série de estudos sobre a sede e distribuição dos canais secretores das plantas, inclusive Simarubáceas, não teve a difusão e, portanto, a repercussão que seria de esperar, prevalecendo sua opinião primeira, exatamente oposta à contida neste último trabalho. Daí, haverem os anatomistas modernos voltado à concepção primitiva de pertencerem ao lenho os citados canais, mesmo na ausência de novos estudos que a justificassem. No caso de WEBBER acresce, ainda, uma razão teórica com que concordamos plenamente, e que decorre da observação desta autora sobre a presença de canais secretores no lenho secundário de quase todos os gêneros que os possuem no primário. (Vide Cap. III).

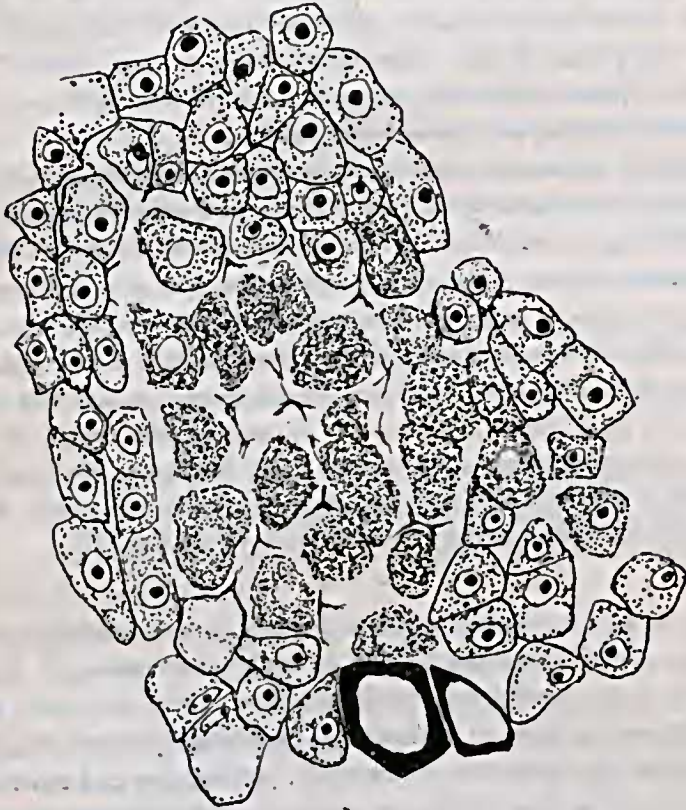
* * *

Nos cortes transversais dos brotos, feitos para surpreender os primeiros estádios da diferenciação dos tecidos do caule, observamos, de fora para dentro (Est. I, 1) : protoderme, meristema fundamental do córtex, procâmbio e meristema fundamental medular. O penúltimo, que mais nos interessa, embora, ainda, não tipicamente diferenciado, por isso que está constituído de células curtas, já se acha nitidamente esboçado, distinguindo-se dos meristemas fundamentais, externo e interno, pelas dimensões muito menores das células e pelo núcleo volumoso (relativamente ao diâmetro celular) que geralmente possui dois nucleólos.

Ainda no mesmo corte é possível verificar que o esboço do procâmbio não apresenta largura uniforme, mas, de espaço a espaço, mostra espessamentos mais acentuados internamente, o que vale dizer, salientes no meristema medular.

As características desses meristemas primários acentuam-se rapidamente e os cortes efetuados pouco abaixo (Est. I, 2) já mostram o procâmbio

com seu aspecto típico. Os espessamentos referidos aumentam de volume e se individualizam no tecido procambial, mercê de caracteres citológicos que nas preparações coloridas pela hematoxilina férrica conferem, a tais células e aos grupamentos que constituem, intensa cromofilia. O corte em questão nos deixa ver dois desses grupamentos que correspondem a dois



25 μ

FIG. 1

futuros canais secretores. E' muito perceptível em ambos a fraca adesão entre os elementos respectivos; com maior ampliação (Fig. 1) observa-se que tal aspecto resulta de dois fatos principais: alterações das células, com plasmólise intensa, e dissolução mais ou menos completa das paredes pecto-celulósicas.

Ainda, no mesmo corte, podem ser vistos dois outros canais em fases muito anteriores do processo formador. Queremos ressaltar, por ora, que o aparecimento dos condutos secretores, mesmo dos primeiros, não se faz simultaneamente, mas sucessivamente, e, ainda mais, que o mesmo sempre se realiza ao nível do procâmbio.

Outra observação da mais alta importância pode ser colhida na mencionada fig. 1: no pólo interno do grupamento há duas células que evoluem nitidamente para elementos condutores do lenho. Em uma delas, com especialidade, já se apresenta a parede apreciavelmente espessada e no início da modificação química peculiar a tais elementos. É possível que não chegue a completar-se sua diferenciação, talvez, por se verem envolvidos no processo lisigêno do canal em cuja vizinhança imediata se encontram. Sua presença, nessa fase do desenvolvimento, é, porém, indiscutível. Acrescente-se, todavia, que somente em alguns poucos esboços de canais pudemos encontrá-los.

A Est. II reproduz o corte transversal completo do caule jovem, praticado bem mais abaixo. Vários fatos interessantes ressaltam do exame dessa fotomicrografia:

1.º Ao passo que certo número de canais já se apresentam bem diferenciados, com cavidade secretora bastante desenvolvida, outros apenas começam a se esboçar. A formação de canais até certa fase da estrutura primária é, realmente, contínua. O número total desses canais já constituídos e em formação ultrapassa meia centena.

2.º Alguns dos canais evoluem muito próximos uns dos outros e acabam por se fusionar. Há pelo menos um exemplo insofismável de tal fusão, assinalado na Est. II.

3.º A formação dos canais precede a diferenciação vascular, com exceção dos casos pouco freqüentes, como o apontado na Est. I, 2.

4.º Os esboços dos feixes foliares (que devem percorrer trajetos muito oblíquos e longos, já que se observam em tão grande número no corte em aprêço) possuem quase sempre um, às vezes dois, canais secretores.

A formação sucessiva de canais, expressa no item 1, é particularmente útil ao estudo da questão da sua exata natureza e posição relativamente aos

elementos condutores do lenho. A partir de certa época, tais elementos se constituem ao mesmo tempo que se diferenciam novos canais, na mesma região, e suas relações recíprocas ressaltam mais claramente. Assim, na fotomicrografia 1, da Est. III, aparece uma fileira radial de elementos procambiais, em várias fases da evolução para vasos do lenho, em cuja extremidade externa há um canal secretor pequeno, já nitidamente diferenciado.

Nos casos mais felizes é mesmo possível caracterizar tais células secretoras em uma fileira radial completa do procâmbio. É o que sucede à fotomicrografia 2 da Est. III. Ai se observam duas fileiras radiais completas, compreendendo liber no pólo externo e lenho, no interno. Em uma delas, o canal já mostra pequena cavidade, ao passo que na segunda (à direita) apenas se distinguem, mas com toda nitidez, as células secretoras plasmolisadas de citoplasma denso e fortemente corado.

Como consequência dessa atividade do procâmbio, de que resultam elementos condutores e células secretoras, observam-se disposições variáveis desses dois tipos de células, entre si. Na Est. IV, 1, por exemplo, o canal menor, à esquerda, possui um vaso típico no pólo interno e dois outros à sua direita; o canal maior apresenta dois vasos no pólo externo, um dos quais em contato imediato com as células secretoras. Por fora desses vasos, há uma fileira de células indiferenciadas (que também passa externamente ao canal menor) de que provirá o cambio. Além da mencionada fileira, são aparentes os elementos do liber e as células do periciclo que se diferenciam em fibras de esclerênquima. Na fotomicrografia 2 da mesma estampa, aparecem três vasos lenhosos em evolução, na parte inferior da face lateral direita. É de notar-se aqui, novamente, o contato imediato de tais vasos com os elementos secretores e sua posição especial, como se fossem parte integrante do grupamento de células secretoras de que se originará o canal secretor.

Convém acrescentar que o estudo da evolução do procâmbio, nas bases dos pecíolos, confirmam esses resultados. A Est. V, 1, mostra um aspecto típico. Ai se vêem cinco canais em fases diferentes de desenvolvimento. O que há de mais interessante a notar é a diferenciação muito freqüente nos pólos externos e internos dos mesmos, de elementos liberianos e lenhosos, respectivamente, como se se tratasse de simples feixes libero-lenhosos. As vezes, só se observa o primeiro elemento crivado do protofloema; outras vezes, também se vê, no extremo oposto, a primeira célula condutora do protoxilema. O esboço assinalado na fotomicrografia 2 aparece desenhado e



ampliado na fig. 2. Pode-se verificar a coexistência, no mesmo, dos dois elementos condutores citados.

As conclusões sobre a verdadeira natureza dos canais secretores e o local exato de sua origem, que se impõem à luz das observações relatadas, podem ser assim resumidas:

1.º Os primeiros canais se formam à custa do procâmbio.

2.º Nos seus esboços existem, embora raramente, células situadas no pólo interno, que iniciam a evolução para elementos condutores do lenho.

3.º Novos canais surgem mais tarde, ainda da atividade do procâmbio, ao mesmo tempo que se diferenciam os elementos condutores do lenho primário; as relações recíprocas que, então, estabelecem (elementos vasculares lenhosos no pólo interno, no externo, ou nas faces laterais dos esboços dos canais secretores) e o contato íntimo, imediato, entre ambos os tipos celulares demonstram que as células que lhes deram origem possuíam idénticas potencialidades.

4.º Assim, as células secretoras pertencem ao lenho e é neste, não na medula, que se formam os canais. É interessante frisar que o critério proposto por VAN TIEGHEM no seu terceiro trabalho (21) é tão desvalioso que se o adotássemos no exame dos cortes de caule jovem, onde às vezes existem vasos no pólo interno dos canais, chegaríamos à conclusão de que estes canais pertencem ao lenho, ao passo que os outros, de aspecto idéntico, situados no mesmo nível, mas sem aquêles elementos, deveriam ser considerados medulares.

Formação dos Canais. — Muito pouco se tem escrito sobre o desenvolvimento dos canais secretores em aprêço. SOLEREDER (17) nos afirma que o mesmo é usualmente considerado como esquizógeno, mas, de acôrdo com as investigações mais recentes de SIEK (15) sobre espécies de *Ailanthus* e *Brucea*, é esquizolisígeno (pág. 187). HARADA (4), a propósito dos canais secretores de *Rhus succedanea*, em trabalho publicado há somente nove anos, adverte que, apesar da opinião de ENGLER (3) de que as Anacardiáceas possuem canais esquizógenos, foi levado, por suas próprias observações, a conclusão diversa e assim a expõe textualmente (pág. 854): "The first stage of its development is clearly observed in the mesocarp of the fruit. The groups of special cells in the mesocarp of very young fruit

form schizogenously a very small resin canal, and it grows larger and larger lysigenously, according as the fruit develops. It must therefore be a schizolysigenous resin canal, as SIEK stated about the resin canals of *Anacardiaceae*."

Veremos, a seguir, que é este aproximadamente o caso dos canais de *S. amara*.

No primeiro estágio observado (Est. I, 1), os elementos do procâmbio se distinguem, como já foi dito, dos que integram os meristemas fundamentais, mas entre eles não é, ainda, possível caracterizar os que vão dar origem aos biocitos secretores. O que se pode constatar é o primeiro esboço dos grupamentos secretores representados pelos espessamentos do procâmbio, também já referidos.

Os sinais primeiros da diferenciação das células secretoras podem ser percebidos tanto nos esboços de canais resiníferos do caule muito jovem, como nos espessamentos do procâmbio dos pecíolos. Dêstes espessamentos, como vimos, provêm igualmente os feixes libero-lenhosos. Na Est. VII, 2, aparece um deles, na fase inicial do desenvolvimento. Alguns de seus elementos, situados na metade interna, começam justamente a se diferenciar. O volume do protoplasma já é nitidamente maior, e a êsse aumento correspondem maiores dimensões do próprio núcleo. No citoplasma observam-se as modificações mais acentuadas. Sua afinidade pelos corantes é alterada por diminuição da acidofilia; nêle se fixam, embora com menor intensidade que nos núcleos, a hematoxilina e a safranina. Seu aspecto denso decorre, não somente dessa cromofilia, mas, também, da presença exclusiva de vacúolos pequenos e do desenvolvimento muito apreciável do condrioma. Êste é representado principalmente por abundantes condriocôntes.

Tendo, embora, usado fixador de BENDA, não pudemos determinar exatamente a época do aparecimento da óleo-resina. Também, não nos foi possível estabelecer uma relação imediata entre a gênese dessa substância e os condriocôntes. O exame de cortes do material fixado em F. A. A. e impregnado de gelatina, coloridos pelo Sudan IV, sugeriu-nos aparecesse precocemente a mencionada substância, em gotículas no seio do citoplasma. A propósito da célula secretora adulta, voltaremos ao assunto.

A diferenciação das células secretoras, a partir do procâmbio, merece ser examinada sob outro aspecto, em cortes longitudinais. Na Est. VI, 1, vê-se parte da seção de um brôto, compreendendo o cone terminal e primór-

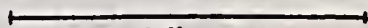
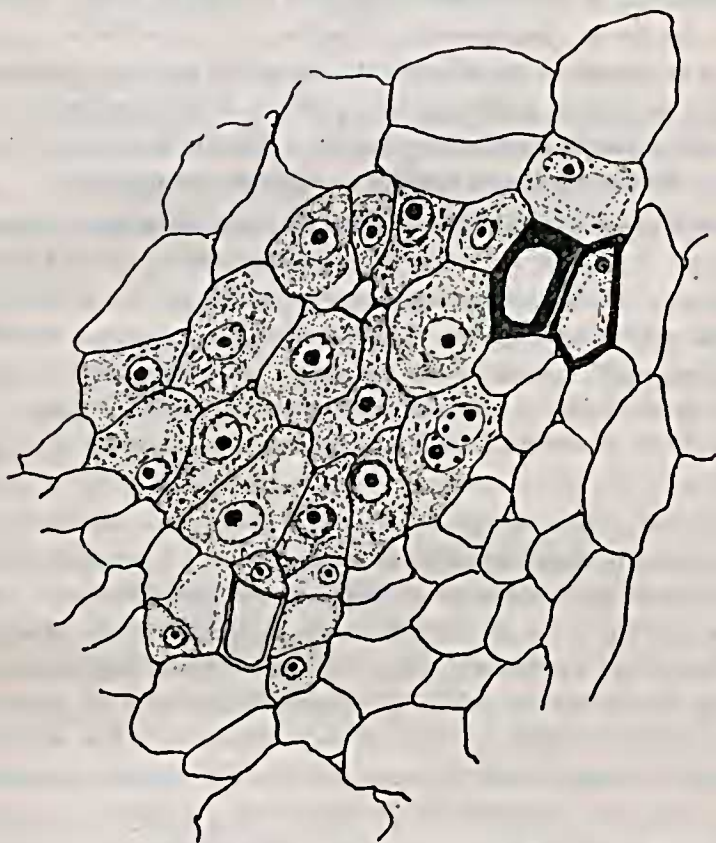
dios foliares. Está muito evidente o procâmbio, que, na porção inferior, já apresenta células secretoras em desenvolvimento. O trecho em questão, assinalado na Est. VI, 1, aparece ampliado na fotomicrografia seguinte. Aí se destacam claramente os futuros elementos secretores pela maior densidade do citoplasma. É fácil constatar que tais elementos sofrem divisões que diferem das que se observam nos procambiais típicos, vizinhos. Ao passo que êstes se dividem longitudinalmente em células estreitas, alongadas, sensivelmente uniformes, predominam naqueles as divisões transversais e oblíquas. Há, portanto, estreita relação entre a diferenciação das células secretoras e a direção em que se dividem os elementos procambiais.

Temos a convicção de que os tipos de desenvolvimento “esquizógeno” e “lisígeno” dos canais secretores correspondem muito mais ao nosso anseio de classificar os fenômenos naturais em categorias por nós mesmos criadas do que à própria realidade dos citados fenômenos. Assim, a denominação “esquizolisígenos”, que se ajusta aos canais em aprêço, convêm provavelmente a quase todos os condutos secretores das plantas, em geral; daí a pobreza do seu conteúdo. Parece-nos, por isso mesmo, necessário descrever o processo.

Como ficou dito a propósito do estágio II do desenvolvimento (Est, I, 2), nos primeiros canais do caule, aí representados, é impossível caracterizar qualquer dissolução localizada da lâmina média, provavelmente porque se segue de imediato a lise da própria parede. Em certos casos, porém, consegue-se comprovar a ocorrência desse fenômeno inicial. O desenho da fig. 2, ampliação de um esboço procambial assinalado na Est. V, 2, apresenta um exemplo dentre os vários que nos foi dado observar. Aí se patenteia com toda nitidez o espaço intercelular esquizógeno. Nas células secretoras que o rodeiam, além das características já mencionadas, é visível certa peculiaridade de que ainda não tratamos e que todavia observamos com muita frequência. Queremos referir-nos à forma de alguns dos pequenos vacíolos sensivelmente angulosa (ao invés de arredondada) como se no seu interior houvesse substância cristalina ou em via de cristalização. Não nos foi possível, porém, observar qualquer cristal. Supondo tratar-se de ácido oxálico ou de oxalato em redissolução, usamos líquido fixador contendo nitrato de estrôncio e mesmo no material assim preparado não conseguimos encontrar cristais.

Outro aspecto digno de consideração aparece à Est. IV, 2; aí se destaca o espaço esquizógeno pequeno, central; uma grande célula acima desse

espaço, está prestes a ser englobada pela substância de secreção; abaixo dêle, deve ter ocorrido o mesmo a outra célula cujo lugar ainda é visível. De qualquer modo, porém, o fato predominante é o englobamento das células secretoras pela substância secretada, e isto em consequência da dissolução



25 μ

FIG. 2

das paredes. Esta pode ser muito bem observada nos cortes longitudinais, como o da Est. VII, 1. Aí se notam ainda as transformações das células englobadas, algumas das quais já aparecem como simples "sombras".

Nos esboços muito reduzidos, como os que surgem com frequência no procâmbio ao mesmo tempo que se diferenciam os vasos lenhosos, no

caule ou no pecíolo (Est. III) a formação do canal é exclusivamente esquizógena, e se processa de acôrdo com o modelo clàssicamente descrito. A substância secretada se deposita no espaço criado pelo afastamento dos ângulos sólidos das células, geralmente em número de quatro.

Em consequência das alterações que descrevemos, o grupamento de células secretoras se transforma em canal pròpriamente dito, de cavidade própria e uma ou duas camadas de células de revestimento, tipicamente secretoras. E' o que se poderá chamar de "estado maduro".

Antes de considerarmos com maiores minúcias o canal perfeito ou maduro, queremos referir-nos a um tipo aberrante que encontramos no caule, sempre em número reduzidíssimo (um ou dois para cada seção transversal) — Na Est. VIII, 1, está visível um desses canais em formação. Por aí se verifica que as células que lhe compõem o esbôço se assemelham mais às da medula do que às secretoras dos demais condutos (que também aparecem na gravura) tanto pelo tamanho maior como pela ausência dos caracteres citológicos assinalados antes. A dissolução das células ocorre aqui somente depois de atingidas certas dimensões e parece interessar simultaneamente todos os elementos. Por se tratar de canais muito pouco numerosos e que só encontramos no caule, não pudemos estudar-lhe o processo formador com minúcia; parece-nos, todavia, de natureza diversa dos que vimos descrevendo.

O canal secretor deve considerar-se maduro ou perfeito quando compreende, como dissemos, uma cavidade, onde se deposita o produto da secreção e a camada secretora limitante; esta recebe a denominação de *epitélio* nos casos em que é constituída por elementos tipicamente diferenciados, tal como no que estamos estudando.

A substância secretada é, aqui, bastante complexa, por isso que consiste de u'a mistura da óleo-resina, produzida eletivamente pelas células epiteliais, e da goma resultante da alteração das respectivas paredes. E', pois, uma goma-resina: daí a dificuldade técnica de fixá-la nos cortes, em vista das propriedades diferentes dos dois componentes. Compostos outros, principalmente oxalato de cálcio, e produtos da degradação dos protídeos celulares aí se podem também caracterizar.

O epitélio se constitui de elementos secretores de aspécto típico, provenientes dos que restaram do esbôço do canal após o englobamento das células centrais, alteradas, pela própria substância de secreção, ou nos muito



pequenos, pelo simples afastamento das células desse esboço (esquizogênese típica).

De qualquer forma que se constitua o canal, as células secretoras evoluem de maneira análoga. A transformação mais evidente é o seu crescimento apreciável, agora já condicionado à nova situação de elementos da camada de revestimento. Ao mesmo tempo aumentam de volume os vacúolos que se fusionam, às vezes, em um só. O citoplasma, repellido de encontro às paredes, aí constitui camada de espessura variável, quase sempre maior na face voltada para o canal. (V. Fig. 3) A óleo-resina é, também,

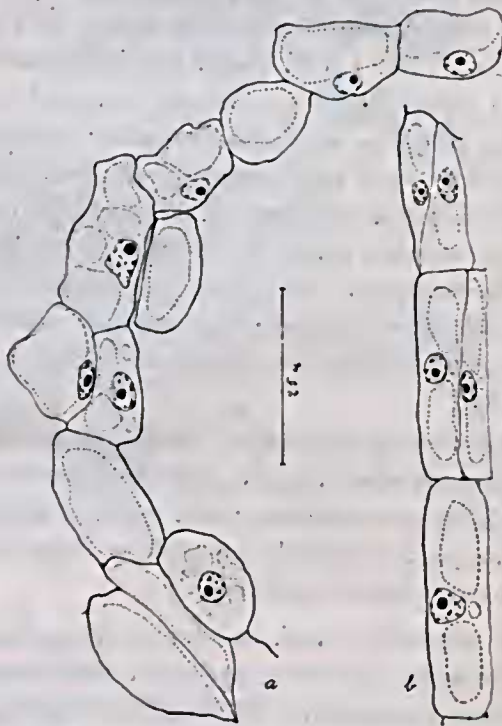


FIG. 3

muito mais abundante nesta porção do citoplasma. Em preparações coloridas com o Sudan IV é fácil constatá-lo; pode-se, ainda, observar nestas preparações, a passagem da mencionada substância através da parede que separa o citoplasma da cavidade do canal. Há, portanto, evidente polaridade morfológica do protoplasma, além da fisiológica.

A Fig. 4 mostra-nos uma célula secretora adulta, ou antes, a porção do seu citoplasma em contato com o canal (a), uma célula secretora ainda no esboço procambial (b), e uma célula comum do procâmbio (c). Percebe-se que as gôtas de óleo-resina acham-se geralmente em contato

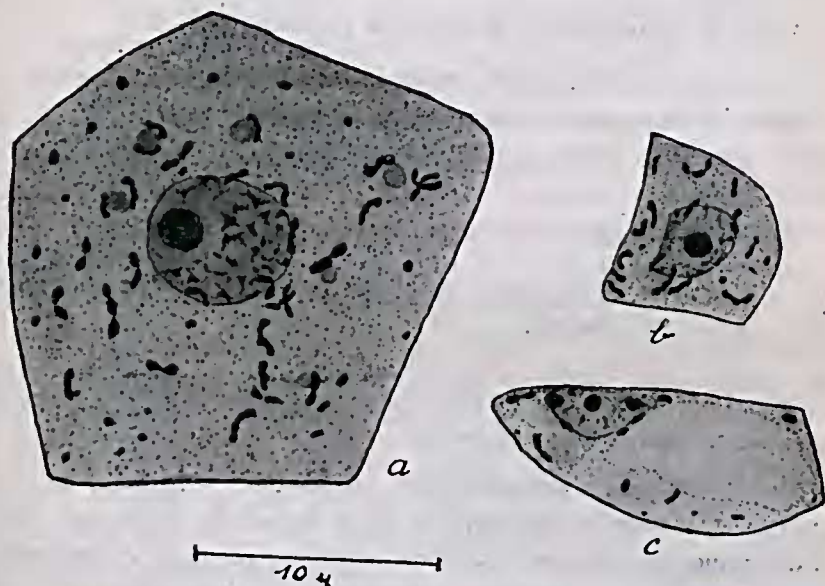


FIG. 4

imediatamente com os condriocitos, sem que do fato se possam tirar ilações; o condrioma é muito desenvolvido e suas unidades parecem maiores que na célula jovem (b). É, também, bastante apreciável o aumento do volume do núcleo e respectivo nucléolo.

Uma particularidade importante das células do canal é a frequência com que se dividem. Por meio de cortes transversais e longitudinais é possível verificar, nos condutos secretores já maduros, a ocorrência normal de mitoses. Na grande maioria, são periclíneas em relação à cavidade do conduto, e como a espessura do epitélio é sensivelmente uniforme, devemos concluir que a célula mais interna se destaca do referido estrato e é englobada pela goma-resina. Podemos, aliás, observar várias fases dessa descação celular nas preparações microscópicas (Fig. 3) e concluir que se trata de fenômeno constante, mas irregular, por isso que certas células permanecem mais ou menos ligadas, ainda, ao epitélio, embora já no seio da massa

de goma-resina. Divisões anticlineas são também vistas nos cortes, embora com muito menor freqüência.

A evolução ulterior das canais secretores é facilmente caracterizada à luz dos seguintes dados :

Início da diferenciação da estrutura primária (Est. II)

Cerca de 50-55 canais, medindo, os maiores, 135-155 *micra*

Início da diferenciação da estrutura secundária

Cerca de 35-40 canais, medindo, os maiores, 330-360 *micra*

Estrutura secundária plenamente desenvolvida (Est. VIII, 2)

Cerca de 20-25 canais, dos quais os maiores podem atingir 450 *micra* de diâmetro.

Percebe-se, assim, que os ditos canais continuam a crescer e, em consequência, se fundem freqüentemente.

O primeiro fato é particularmente interessante. Aludimos, há pouco, às mitoses que nêles se observam, ao nível das células secretoras. Restamos dizer que, posteriormente, também as células pequenas da periferia da medula, que cercam as primeiras, experimentam divisões semelhantes, periclíneas, fornecendo novos elementos secretores que substituem os primitivos, descamados. Nos canais maiores, podemos observar o mesmo fato nas próprias células volumosas da medula, vizinhas do canal. Este fenômeno cessa com a lenhificação do parênquima medular.

Tendo-se em conta o modo de crescimento dos canais, compreende-se sem esforço o mecanismo da sua fusão. Várias fases intermediárias podem ser, aliás, surpreendidas nos cortes transversais.

Durante todo o crescimento primário, a medula conserva-se celulósica; com o advento da diferenciação secundária, inicia-se o processo de lenhificação, a partir da porção central. Quando alcança a periferia, tôdas as células espessam e impregnam de lenhina suas membranas. As próprias células secretoras, parece-nos, acabam por se lenhificar. E' curioso observarem-se, então, no interior da cavidade secretora, certos elementos que ainda estavam em conexão fisiológica com o epitélio e sofreram, por isso mesmo, análoga transformação.



III. — CANAIS DA ESTRUTURA SECUNDÁRIA

Os autores antigos, a que nos temos referido, não fazem menção dos canais secretores do lenho secundário. Mesmo no livro clássico de SOLE-REDER (17) não há notícia de tal ocorrência. JADIN, na sua tese tão completa quanto à estrutura primária, silencia igualmente sobre o fenômeno (5).

Sòmente nos trabalhos de RECORD (9), (10), (11) sobre canais inter-celulares dos Dicotilédones, vamos encontrar, ao que supomos, as primeiras notas incisivas sobre o assunto. Já no seu livro (14) sobre as madeiras da América tropical existe, à pág. 332, referência direta aos canais tratados aqui, na descrição do lenho de *S. amara* — “*Gum ducts: Usually present. Few to many vertical ducts of normal occurrence in narrow tangential series; sometimes widely spaced, and may be absent in small specimens. Oily contents produce prominents streaks on surface of wood.*”

Em trabalho escrito há mais de uma década (7), referimo-nos também a êsses canais, embora a propósito do oxalato de cálcio; mais adiante trataremos dêsse aspeto da questão e voltaremos ao citado trabalho.

No já mencionado estudo de WEBBER (22) há o seguinte trecho sobre o assunto que nos interessa (pág. 583): “*Vertical gum ducts in the secondary wood have been reported by RECORD (1934) as of the gummosis type in Ailanthus and normal in Simaruba. Vertical gum ducts were observed by the writer in the secondary wood of Samadera indica, Simaruba amara, S. versicolor, Eurycoma longifolia, Castela Nicholsonii, Picraea palo-amarga, Ailanthus altissima, A. philippinensis, and Soulaamea amara. It seems probable that they were of traumatic origin, but in this connection it is noteworthy that with the exception of Castela they occur in genera with primary woods reported as characterized by the presence of normal vertical gum ducts. The vertical gum ducts of secondary wood vary considerably in size (Fig. 68-70) and as a rule do not involve the rays (Fig. 68 71). In some cases, however, (Fig. 70) the rays show some abnormalities at points between gum ducts.*”

À primeira vista, pode parecer que haja diferença essencial quanto à natureza das substâncias secretadas pelos canais das estruturas primária e secundária: êstes são denominados “gomíferos”, ao passo que aquêles foram geralmente qualificados “resiníferos” pelos autores antigos. RECORD (12), entretanto, em outro dos seus livros, nos esclarece à pág. 74: “*The common forms of inter-celular canals in dicotyledoneous woods are usually*

known as *gum ducts* although their contents vary greatly in composition and may be resinous, oily, gummy, mucilaginous, etc." Neste mesmo livro há também listas dos gêneros cujas madeiras possuem canais secretores, verticais e radiais, e na primeira figura *Simaruba*, no subtítulo "Normais".

Finalmente, no último livro de RECORD (13), existe curta menção à ocorrência normal desses canais em *Simaruba* e *Castela*, na descrição dos caracteres anômicos da família *Simarubaceae* (pág. 509).

Estas as informações bibliográficas que pudemos colher sobre os citados canais; como é fácil verificar, não existe qualquer dado sobre o processo de sua formação.

A questão da ocorrência normal desses canais merece ser examinada mais de perto. Lógicamente, tal ocorrência deveria pressupor certa regularidade que, todavia, não existe. As séries tangencias dos condutos se sucedem a espaços tão variáveis que seu aparecimento não pode sequer ser previsto sob esse fundamento. Na mesma árvore, certos ramos relativamente delgados apresentam dois círculos de canais, ao passo que outros, de diâmetro igual ou maior, se acham inteiramente desprovidos desses condutos do deuteroxilema. Sob esse aspeto, portanto, eles se distinguem dos chamados "traumáticos", apenas por mais freqüentes.

A previsão de seu aparecimento pode ser feita, entretanto, com pequena antecedência, em bases anômicas, com escassa margem de erros: condição *sine qua non* para o desenvolvimento dos canais é a formação de uma faixa relativamente larga, perceptível à vista desarmada ou à lupa, de parênquima concêntrico. A possibilidade de erro decorre, em parte, do fato muito curioso, que constatamos, da interferência, com essa formação dos canais, da capacidade de regeneração dos biócitos, que às vêzes, conduz ao aparecimento de máculas medulares onde esperavamos encontrar condutos secretores. É digna de nota a freqüência com que se observam fenômenos de regeneração mesmo nos anéis de parênquima com canais secretores. WEBER (22) também os observou, apresentando uma fotomicrografia (n.º 70, do seu trabalho) onde se vê nitidamente a reação dos raios, responsáveis sempre pela regeneração; no texto refere-se ao fato, como vimos atrás, do seguinte modo: "In some cases, however, (Fig. 70) the rays show some abnormalities at points between gum ducts".

Antes de encarmos o processo formador dos canais, convém considerarmos o parênquima onde o mesmo se desenrola. Os autores já citados

(WEBBER e RECORD) ao tratarem desse parênquima, informam que as séries são freqüentemente cristalíferas. Há, porém, certas minúncias que acrescentar. Como transparece da Fig. 5 a, nas células do parênquimas do lenho há gotas de óleo-resina, ao lado dos cristais volumosos e solitários de oxalato de cálcio. Os núcleos, provavelmente, não são visíveis por couco volumosos; devem estar alojados na camada insignificante de citoplasmao que se aplica a cada face do cristal. Cumpre notar que mesmo nos biócitos radiais encontramos gotas semelhantes quanto à propriedade de fixarem o

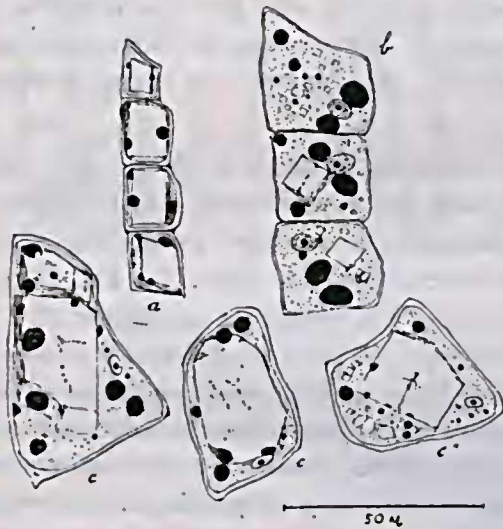


FIG. 5

Sudan IV. Nas células de parênquima secretor, isto é, situadas na proximidade imediata dos canais, notam-se modificações muito sensíveis quanto ao tipo descrito. Já seu volume é bem maior, principalmente em função da largura (Fig. 5, b). As gotas de óleo-resina são muito maiores e abundantes. Ao invés de um cristal único, encontram-se geralmente cristais menores, visivelmente resultantes da fragmentação de outro maior; com freqüência se observam vesículas minúsculas que, embora não apresentem formas nítidas de cristais, se mostram birrefringentes ao microscópio polarizador. O núcleo aumenta de volume, tornando-se muito visível; na sua proximidade há, freqüentemente, grandes gotas de óleo-resina. Outra diferença de grande significação é a pequena espessura das paredes celulares

dêsse segundo tipo de parênquima e, principalmente, a sua natureza celulopectica, em contraste com a maioria das células do primeiro tipo (exceto quando muito próximas do câmbio).

Ainda na mesma Fig. 5, vêm-se três células da medula, após lenhificação: aí se observam aspectos que podem ser considerados, de certo modo, como intermediários aos dois descritos. Há um cristal volumoso que, no entanto, apresenta sinais inequívocos de fragmentação; na maioria dos casos, ao seu lado se acham pequenos cristais. O núcleo é visível, embora menor que no segundo descrito; a óleo-resina é mais abundante que as presentes no primeiro tipo, mas suas gotas se mostram com tamanho e número muito variáveis. Estas células do parênquima medular são mais freqüentes na margem, onde também se acham os canais da estrutura primária.

A propósito do processo formador dos canais, pode ser repetido quanto já foi dito sobre os da estrutura primária, com referência à dissolução da lâmina média. Raramente se consegue caracterizar o processo esquizógeno típico, e isto mesmo apenas de início. Na Est. IX, por exemplo, observa-se um desses casos à luz normal, e, na seguinte (X), à luz polarizada bem ao centro do campo. As gotas de óleo-resina coradas pelo Sudan IV (negras na fotografia), não somente existem nas quatro células que limitam o futuro canal, como também já atravessaram as respectivas membranas, ao nível do meato muito ampliado, e começam a se depositar no mesmo. A imagem é particularmente instrutiva à luz polarizada. Em muitos outros casos, porém, é difícil observar essa ampliação inicial do espaço intercelular, possivelmente pelo mesmo motivo apontado para os canais da estrutura primária, a saber, alteração precoce das próprias paredes celulares, com transformação em goma.

O fato dominante, em qualquer caso, é a polaridade. No processo tipicamente esquizógeno, como o das Est. IX e X, essa é definida pelo próprio meato ampliado. Quando o processo é menos característico, observa-se, não obstante, a mesma polaridade, manifestada pelo acúmulo de gotas de óleo-resina em torno do meato, embora de dimensões comuns (Est. XI). Freqüentemente a polaridade se traduz, ainda, em particularidades na forma e disposição dos elementos secretores. Estes, ao invés do crescimento normal que os manteria em fileiras radiais regulares, conservando-lhes a seção quadrangular, desenvolvem-se de modo anômalo (Est. XII. 1); quase

sempre divisões longitudinais, periclíneas relativamente ao futuro canal, sucedem-se a tal desenvolvimento (Fig. 6).

Cabem aqui algumas considerações sôbre a possível relação existente entre o processo de que se originam os canais e a presença de exalato de cálcio. No trabalho antes referido (7) procuramos pôr em relêvo tal re-

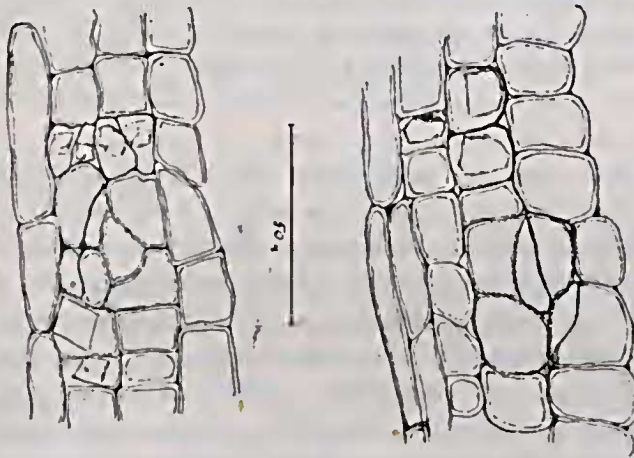


FIG. 6

lação, não só nos canais em aprêço, como, também, nos que ocorrem em outras plantas. Chamamos especialmente a atenção para a possibilidade de serem úteis os citados canais, na eliminação dos oxalatos ou do ácido oxálico. Impressionara-nos, então, vivamente certa amostra de Marupá cujos canas estavam repletos de cristais de oxalato de cálcio (Est. XII, 2). Não tornamos a observar material tão rico de oxalato, mas temos sempre observado êsse composto, cristalizado, no seio da substância. Ainda mais, como acentuamos acima, constatamos sempre a redissolução dos cristais de oxalato de cálcio nas células de parênquima interessadas na secreção, o que nos sugeriu a existência de íntima relação entre os dois fenômenos. E', finalmente, digna de nota a êsse respeito, a observação já relatada, dos vacúolos peculiares, de contôrno retilíneo, nas células secretoras do lenho primário.

Na evolução ulterior dos canais secundários repetem-se os principais fatos que observamos nos primários. Após o início esquizógeno, inconstante aliás, o processo torna-se tipicamente lisígeno. As paredes das células se adelgaçam e apresentam as reações das membranas pectocelulósicas antes de sofrerem dissolução. Os biócitos respectivos dividem-se, tanto em di-

reção periclínea, como na anticlínica ou, mesmo, oblíqua. Já por essas divisões, já pela reação à proximidade da substância secretada, as células do canal assumem formas irregulares e freqüentemente bizarras. Com a continuação do crescimento dos condutos gomíferos, acabam estes por entrar em contato tangencialmente, anastomosando-se. Como seu trajeto não é retilíneo, as anastomoses condicionam o aparecimento de retículo secretor, visível nos cortes tangenciais, em cujos espaços aparecem principalmente os raios, resistentes à lise. As vezes, porém, alguns destes podem ser atingidos, originando-se verdadeiras lacunas gomíferas, mais extensas tangencialmente.

Uma palavra deve ser acrescentada com referência aos canais secretores do Marupá. Se nos reportarmos ao trecho de trabalho de WEBBER (22) transcrito no princípio do presente Capítulo, vamos encontrar judicioso comentário dessa autora sobre o aparecimento dos canais, geralmente "traumáticos", no lenho secundário de espécies que os possuem no primário. Tratar-se-ia, portanto, de mais um exemplo da "lei da recapitulação", que, aplicada aos vegetais, tem suscitado questões do mais vivo interesse. A exceção alegada, do gênero *Castela*, que os apresenta com grande freqüência no lenho secundário, e não no primário, precisa ser esclarecida devidamente para que melhor se compreenda a significação dos canais do deuteroxilema.

SUMÁRIO

Os canais secretores do Marupá, *Simaruba amara* Aubl., ocorrem tanto na estrutura primária como na secundária.

Os primários foram descritos pelos autores antigos como "medulares"; VAN TIEGHEM que nos dois primeiros trabalhos os situou no lenho, no terceiro e último concordou com a maioria de pesquisadores, seus contemporâneos, em localizá-los na medula; não obstante, os autores modernos adotaram geralmente sua opinião primitiva, mesmo na ausência de novos estudos que a justificassem.

As observações relatadas no presente trabalho conduzem às seguintes conclusões sobre este ponto:

1.º Os primeiros canais se formam ao nível do procâmbio, à custa dos seus elementos. No pólo interno dos esboços respectivos já se podem caracterizar, algumas vezes, vasos lenhosos em diferenciação, que separam os ditos canais da medula.

2.º Novos canais surgem mais tarde, sucessivamente, ainda do procâmbio, ao mesmo tempo que os vasos do lenho primário: estabelecem-se, por êsse modo, relações recíprocas que demonstram claramente a homologia dessas duas formações. Análogas observações, igualmente significativas, podem ser feitas na base dos pecíolos.

3.º Assim, pois, as células secretoras pertencem ao lenho e é neste, não na medula, que se formam os canais.

O processo formador dos canais é dito “esquizolisígeno”. Seus estádios principais podem ser assim resumidos:

I. — Aparecem espessamentos no procâmbio, salientes no meristema fundamental da medula, integrados por células volumosas (com núcleo e nucléolo proporcionalmente aumentados) de citoplasma denso (vacúolos pequenos) muito corável, munido de condrioma bem desenvolvido. Estas células se diferenciam do meristema procâmbial mediante divisões transversais e oblíquas que contrastam com as divisões longitudinais dos outros elementos do mesmo meristema.

II. — Nesses esboços dos canais raramente se consegue caracterizar o início esquizógeno típico, com alargamento de um meato, porque a dissolução da lâmina média é quase sempre mais extensa e abrange várias células que se tornam pouco aderentes entre si. Predominam, pois, os fenômenos de lise que acarretam o englobamento das células centrais ou seus produtos de degradação, pela própria substância secretada e culminam na criação de uma cavidade secretora; esta é limitada pelas células secretoras periféricas do esboço, dispostas geralmente em uma ou duas camadas — *epitélio*.

III. — Nas células do epitélio há, geralmente, um só vacúolo; o citoplasma constitui camada parietal, mais espessa na face voltada para a cavidade do conduto; aí também se encontram, mais abundantes, as gotas de óleo-resina e se aloja o próprio núcleo, o que denuncia nítida polaridade celular.

IV. — O alargamento dos canais decorre da lise dos elementos limitantes que vão sendo substituídos por outros mais externos, provenientes das divisões periclíneas das células secretoras. Mais tarde, mesmo as células vizinhas, medulares sofrem divisões análogas e concorrem para o crescimento dos canais.

V. — Esse crescimento constante, que parece cessar com a lenhificação da medula, durante o espessamento secundário do caule, condiciona a fusão tangencial de vários canais. A esse respeito basta acentuar que existem cerca de 50-55 canais no início de estrutura primária, 35-40 no começo do espessamento secundário e 20-25 quando se estabiliza esta última estrutura, pela lenhificação da medula.

— Os canais da estrutura secundária também se formam no lenho respectivo.

Raramente, se pode observar início tipicamente esquizógeno; na maioria dos casos os fenômenos de dissolução das paredes dominam desde o princípio. Em todos, porém, o futuro canal se manifesta na polaridade que imprime às células secretoras e ao seu conjunto.

O aparecimento dos canais sempre se processa em faixa de parênquima concêntrico; as células das séries interessadas na secreção apresentam caracteres especiais.

Os canais, de trajeto irregular, anastomosam-se tangencialmente, formando retículo; às vezes os fenômenos de lise são mais extensos e dão origem a lacunas tangenciais.

Parece existir certa relação entre a formação dos canais e o oxalato de cálcio que é encontrado na substância secretada, de mistura à goma-resina e aos produtos de degradação dos protídios celulares.

SUMMARY

The secretory ducts of Marupá, *Simaruba amara* Aubl. occur in both primary and secondary structures. The former were described by early Authors (2) (5) (8) as "medullary"; VAN TIEGHEM formerly disagreed and located them in the xylem (19) (20); later, however, he changed his mind and considered them as belonging to the pith (21). It is interesting to remark the modern Authors (3) (22) have admitted the VAN TIEGHEM's former opinion even in the lack of new researches.

The present paper leads to the following statements, as far as the location of ducts is concerned:

1.º) The first canals arise in the procambium (Est. I). Sometime one can see immature protoxylem vessels at the inner, medullary side of the canals primordia, between the pith and the immature ducts. (Est. IV).

2.º) New canals appear later on in the procambium, simultaneously with the xylem elements, and a clear homology is suggested by their reciprocal relations. (Est. III). The same observations are true at the stalk. (Est. V).

3.º) So it is possible to conclude that the seretory cells belong to the xylem; in this tissue, and not in the pith, secretory ducts are formed.

The secretory ducts are schyzo-lysigenous in nature. Their formation may be outlined as following:

I — There appear in the procambium thickenings formed by voluminous cells provided with large nucleus and nucleolus, dense cytoplasm and well developed chondriome. These cells are noteworthy by transversal and oblique divisions, instead of the common longitudinal divisions of the procambial cells (Est. 1, 2; Est. VI).

II — Seldom one can see the very beginning of the typical schizogenous process; the lytic phenomena take place early and soon masked the actual nature of the process. The central cells are involved by the process and imbedded in the secreted substances. The outer cells remain untouched, arranged in one or two layers — *the epithelium*, and limit the secretory cavity so created. (Est. V, 2; Fig. 2; Est. VII).

III — The epithelial cells often have one central vacuole; the parietal cytoplasmic layer is thicker on the duct side where are located the nucleus and the most resin drops. So there is a clear cellular polarity. (Fig. 3).

IV — The widening of the secretory ducts comes from the lysis of surrounding epithelial cells which are replaced by outer ones, from the periclinal divisions of the *epithelium*.

V — This continuous widening, which seems to cease with the lignification of the pith, at the secondary stem growth, leads to tangential fusion of several canals. It is interesting to remark that there are about 50-55 ducts at the beginning of the primary structure, 35-40 at the initial secondary growth, and 20-25 when occurs the pith lignification. (Est. II; Est. VIII, 2).

The ducts also belong to wood in the secondary structure; here, too, it is difficult to see the real beginning of the schizogenous process, because the lytic phenomena predominate in most cases. (Est. IX, X, XI).

The seretory ducts always appear in concentric bands of parenchyma, whose cells, when are involved in this process, show peculiar features. (Fig. 5).

There seems to be certain relationship between the ducts formation and the presence of calcium oxalate whose crystals are often seen in the excreted substance, mixed with resin gum and the degraded products from cellular protids. (Est. XII, 2; Fig. 5).

REFERENCIAS

- 1 — BOLLES LEE — "The Microtomist's Vade-Mecum" 10.^a ed. Philadelphia (1937).
- 2 — BURCK, M. — "Sur les Diptero carpées des Indes Néerlandaises" Ann. Jard. Bot. Buitenzorg — IV, pg. 145 (1887).
- 3 — ENGLER, A. — "Die Natürlichen Pflanzenfamilien" 19.^a, pg. 360 (2 Auf.) (1931).



- 4 — HARADA, M. — "On the Distribution and Construction of the Resin Canals in *Rhus succedanea*" The Bot. Magazine, 51 (611) pg. 846 (1937).
- 5 — JADIN, F. — "Contribution à l'Étude des Simarubacées" Thèse présentée à la Fac. de Sc. — Paris (1901).
- 6 — JOHANSEN, D. A. — "Plant Microtechnique" N. Y. & London. (1940).
- 7 — MILANEZ, F. R. — "Ação modificadora do oxalato de cálcio sobre as estruturas celulares" Rev. Florestal, II, N.º 3, pg. 5 (1932).
- 8 — MÜLLER, M. K. — "Vergleichende Untersuchung der anatomischen Verhältnisse der Clusiaceen, Hypericaceen, Dipterocarpaceen und Ternstroemiaceen Bot. Jahrb. f. Syst. II, pg. 446 (1882).
- 9 — RECORD, S. J. — "Intercellular canals in dicotyledonous woods" Jour. of Forestry 16, 4, pg. 428 (1918).
- 10 — " " "Further notes on intercellular canals in dicotyledonous woods" Jour. of Forestry 19, 3, pg. 1 (1921).
- 11 — " " "Occurrence of Intercellular Canals in Dicotyledonous Woods" Trop. Woods, 4, pg. 17 (1925).
- 12 — " " "Identification of the Timbers of Temperate North America" N. Y. (1934).
- 13 — " " & Hess, R. W. — "Timbers of The New World" New Haven (1934).
- 14 — " " & MELL, C. D. — "Timbers of Tropical America" New Haven (1924).
- 15 — SIECK, W. — "Die schyzolysigen Sekretbehälter" Jahrb. Wiss. Bot. 27 pg. 197 (1895).
- 16 — SOLEREDER, H. — "Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dicotyledonen" München (1885).
- 17 — SOLEREDER, H. — "Systematic Anatomy of the Dicotyledons" Trad. Ingl. da ed. alemã de 1899 (1908).
- 18 — TRÉCUL, A. A. L. "Des vaisseaux propres dans les Térébinthacées" Compt. R. Ac. LXV, pg. 1017 (1867).
- 19 — VAN TIEGHM, M. Ph. — "Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes" Ann. Sc. Nat. 5 série. Bot. XVI (1884).
- 20 — " " "Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes" Ann. Sc. Nat. 7 série. Bot. I (1885).
- 21 — " " "Nouvelles remarques sur les disposition des Canaux sécréteurs dans les Dipterocarpees, Simarubacées et Liquidambarées" Jour. de Bot. pg. 377 (1891).
- 22 — WEBBER, I. E. — "Systematic Anatomy of the Woods of the Simarubaceae" Ann. Jour. Bot. 23, 9, pg. 577 (1936).
- 23 — WODEHOUSE, R. P. — "Pollen Grains" N. Y. & London (1935).

EXPLICAÇÃO DAS GRAVURAS

- Est. I 1 — Corte transversal do meristema apical, deixando ver o cilindro de procâmbio ainda homogêneo ————— 280 x.
2 — Idem, idem, praticado mais abaixo; na parte interna do procâmbio já se notam os esboços dos canais secretores ————— 180 x.
- Est. II Seção transversal, total, do caule jovem, mostrando os canais secretores em várias fases de diferenciação, inclusive nos feixes foliares ————— 32 x.
- Est. III — Seção transversal do caule jovem, na região do procâmbio, vendo-se canais pequenos, esquizógenos, nos feixes líbero-lenhosos em desenvolvimento ————— 710 x.
- Est. IV 1 — Corte transversal de caule jovem, mostrando dois canais em desenvolvimento e suas relações com os vasos do lenho ————— 300 x.
2 — Idem, idem, mostrando um canal secretor no início da diferenciação; notar os vasos lenhosos na parte inferior direita ————— 1000 x.
- Est. V — Corte transversal da base da folha, mostrando o desenvolvimento dos canais secretores.
1 ————— 266 x.
2 ————— 1000 x. (Canal assinalado em 1).
- Est. VI — Corte longitudinal do brôto, mostrando a diferenciação das células secretoras a partir do procâmbio.
1 ————— 150 x.
2 ————— 710 x. (Região assinalada em 1).
- Est. VII 1 — Corte longitudinal de caule jovem, mostrando um canal no início da diferenciação ————— 428 x.
2 — Corte transversal de caule jovem, mostrando um espessamento procambial onde mal se inicia a diferenciação de células secretoras ————— 100 x.
- Est. VIII 1 — Corte transversal de caule jovem, deixando ver a formação de canal secretor, de tipo especial, para dentro do procâmbio ————— 180 x.
2 — Corte transversal, na região da medula, de caule com estrutura secundária ————— 100 x.
- Est. IX — Corte transversal do lenho secundário, mostrando a origem esquizógena de um canal secretor de resina, à luz normal ————— 700 x.
- Est. X — Mesmo campo da Est. anterior, visto à luz polarizada ————— 700 x.



- Est. XI — Corte transversal do lenho secundário, mostrando a disposição das gotas de óleo-resina em volta de um meato, futuro canal secretor ————— 700 x.
- Est. XII 1 — Corte transversal do lenho secundário, deixando ver modificações de forma e desenvolvimento das células, que denunciam a formação de canal resinífero ————— 360 x.
- 2 — Corte transversal do lenho secundário de certa amostra cujos canais aparecem repletos de cristais de oxalato de cálcio, à luz polarizada ————— 90 x.
- Fig. 1 — Esbôço do canal secretor, assinalado na Est. I, 2.
- Fig. 2 — Esbôço do canal secretor da Est. V.
- Fig. 3 — Células do epitélio em corte transversal (a) e longitudinal (b).
- Fig. 4 — a) Célula epitelial (porção da camada parietal voltada para a cavidade);
b) Célula secretora no início da diferenciação (esbôço do canal).
c) Célula do procâmbio (As gotas de óleo-resina em sépia).
- Fig. 5 — a) Segmento de uma série de perênquima do lenho;
b) Idem, idem, interessada na secreção;
c, c' c'') Células da medula (As gotas de óleo-resina em negro).
- Fig. 6 — Corte transversal do lenho secundário, mostrando modificações da forma e disposição das células provocadas pela formação de dois canais.